云　南　植　物　研　究　2008，30（4）：496～504
Acta Botanica Yunnanica　DOI：10.3724 SP.J.1143.2008.07245

西双版纳石灰山热带季节性湿润林内几种植物的水分利用策略*

李鹏菊[1,2]，刘文杰[1**]，王平元[1,2]，李金涛[1,2]
（1 中国科学院西双版纳热带植物园，云南 昆明　650223；2 中国科学院研究生院，北京　100049）

摘要：对西双版纳生境严酷的石灰山热带季节性湿润林内几种植物（潺槁木姜子、羽叶白头树、高榕、豆果榕、清香木等）的水分利用策略进行了研究。结果表明，石灰山热带季节性湿润林内土壤水势在干热季（2月～4月）75 cm深度处达到最低值，为 -0.055 MPa，雨季（5～10月）在30 cm处出现最低值为 -0.039 MPa。测定不同深度土壤体积含水量昼夜变化表明，白天和夜间各层深度土壤体积含水量没有显著变化（$P>0.05$），说明本林内植物没有水分再分配现象的发生。通过对雨水、土壤水、地下水、雾水、穿透水以及植物木质部水分的稳定性同位素分析得出，在干季，滴落雾水能够补给土壤表层水，在雨季，降雨则是地下水的主要水分输入。植物在昼夜尺度上虽然没有对水分进行时空区分利用，但是植物有更为长久有效的水分利用策略，即植物通过自身发达的根系统利用深层土壤水和地下水。目前，热带雨林的乱砍滥伐，森林片段化特别严重，尤其是生长在石灰山严酷生境的热带季节性湿润林受到破坏后，森林的重建和恢复是相当困难的。因此，对脆弱石灰山热带季节性湿润林的保护是十分必要的，而对石灰山热带季节性湿润林植物的水分利用方式和策略的研究将为此目标提供理论依据。

关键词：石灰山热带季节性湿润林；土壤水势；稳定性同位素；水分再分配；西双版纳
中图分类号：Q 948　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0253-2700（2008）04-496-09

Plant Water Use Strategies in a Limestone Tropical Seasonal Moist Rainforest in Xishuangbanna, SW China

LI Peng-Ju[1,2], LIU Wen-Jie[1**], WANG Ping-Yuan[1,2], LI Jin-Tao[1,2]
(1 *Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Science*, Kunming 650223, China;
2 *Graduate University of Chinese Academy of Science*, Beijing 100049, China)

Abstract: Soil water potential was determined during April 2006 and May 2007 at a limestone tropical seasonal moist rainforest site in Xishuangbanna, Southwest China. The results indicated that soil is drier in dry season (from November to April) than in rainy season (from May to October), especially in March and April, with soil moisture content reaching the minimum value of -0.055 MPa at 75 cm depth. While in rainy season, soil humidity situation is much better than dry season, and soil water potential can reach to 0.010 MPa. Hourly observation of soil volumetric water content on three days in November 2006, January 2007 and March 2007 showed that the difference between diurnal values and nocturnal values is not significant ($P>0.05$), suggesting there is no obvious soil volumetric water content fluctuation in deferent soil depths. In other words, there is no hydraulic redistribution in limestone tropical seasonal moist rainforest. Intercepted fog drip and throughfall by canopy, rainwater, soil water, groundwater and stem xylem water were collected during November 2005 and February 2007 for stable isotopic analysis. The stable hydrogen (δD) and oxygen isotope composition ($\delta^{18}O$) of fog drip,

---

* 基金项目：云南省自然科学基金（2006C0057M）、中科院“西部之光”人才计划和国家自然科学基金（30770368、30570308）
** 通讯作者：Author for correspondence；E-mail：lwj@xtbg.org.cn；Tel：13208892681
收稿日期：2007-10-18，2007-12-01 接受发表
作者简介：李鹏菊（1983-）女，汉族，在读硕士研究生，主要从事植物水分利用研究。

throughfall, rainwater, soil water, groundwater and stem xylem water were determined from an isotope ratio mass spectrometer. The results indicated that the rainfall is the main source of soil water and groundwater in rainy season. Through the canopy, throughfall is enriched than rainwater, because of evaporated fractionation. The fog drip was thought to contain water that has been evaporated and recycled terrestrial meteoric water (evaporation of nearby surface waters and canopy interception), so the fog drip was more enriched than rain during both the dry season and rainy season. What's more, although fog is heavy, plants mainly use groundwater and deep soil water in dry season in this region, hardly making use of fog drip. This result is related to the natural environment, limestone tropical seasonal moist rainforest is very vulnerable, sothat, protect this pattern forest is necessary, further research will be able to provide a basis for this purpose.

Key words: Limestone tropical seasonal moist rainforest; Water potential; Stable isotope; Hydraulic redistribution; Xishuangbanna

森林生态系统对水分循环起着巨大的调节作用，影响着水量平衡的各个环节。一般来说，大多数的森林生态系统都要经历一个干季和雨季，尤其是在干季，降雨量稀少，浅层土壤含水量急剧下降，植物生长受到降雨量减少的胁迫，不论是在热带稀树草原还是在季风气候区的热带雨林，这一现象十分明显。由此可见，在干湿季交替中水分明显影响植物的生长。在这种特殊的生境中，植物一般有特殊的水分来源和利用方式。国内外已有一些利用稳定性同位素^{2}H、^{18}O、^{13}C技术确定了不同植物在不同生境条件下的水分利用方式和策略（Stratton 等，2000；Martinellia 等，1996；Dawson，1998；Field and Dawson，1998；Rietti-Shati 等，2000；Ewe and Sterberg，2002；Liu 等，2004）。研究发现有些地区雾水是一项重要的水分输入（Dawson，1998；Scholl 等，2002），如Dawson（1998）对加利福尼亚北海岸红杉林（*Sequoia sempervirens*）中雾水、雨水、土壤水、木质部水分的稳定性同位素分析得出红杉林水分输入的34%来自于雾水截留。除了有特殊的水分输入外，植物也有适应干旱环境的特殊方式，即：植物的深层根会将其在深层土壤中吸收的水分传输到浅层土壤中，供浅根白天吸收利用，或者浅层土壤中的根系将近期的降雨传输到深层土壤中供深层土壤中的根系利用，这就是植物水分再分配（Hydraulic Redistribution）（Caldwell and Richards，1989；Wan 等，1993；Jackson 等，1999；Espeleta 等，2004），很多地区如萨瓦纳（Ludwig 等，2003；Midwood 等，1998；Scholz 等，2002；Meinzer 等，2004）以及季风气候区（Hultine 等，2004；Oliveira 等，2005；Kume 等，2007；Lin 等，1996；Hultine 等，2003；Snyder and Williams，2003）的植物通过这种方式度过缺水的艰难时期。

西双版纳石灰山热带季节性湿润林是在水分和热量均达到极限条件下的热带雨林边缘植被类型（朱华，2007），其林内生境极其特殊。受西南季风的影响，每年的5～10月为雨季，降雨量充沛，11月～次年4月为干季（其中，11月～次年2月为雾凉季，3～4月为干热季）降雨量极少，日均最高温达到全年最高，此时期的降雨量不足全年的13%（张克映，1963）。本地区为静风区，雾凉季几乎每天都有辐射雾出现，尤其是森林覆盖度较高的地方，辐射雾出现频率更高。然而，有关该特殊生境下的石灰山热带季节性湿润林内植物生长方式及水分利用策略的研究未见报道。因此，本研究选取西双版纳石灰山热带季节性湿润林内有代表性的两个地点，定期测定土壤水势、土壤体积含水量等，并以优势物种潺槁木姜子（*Litsea glutinosa*）和羽叶白头树（*Garuga pinnata*）为实验对象，测定土壤体积含水量的昼夜变化，并定期收集雨水、滴落雾水、地下水、穿透雨水、土壤水及植物木质部水分进行稳定性同位素分析。通过实验，我们要确定以下三点：1）全年中土壤的水分状况；2）是否有水分再分配的现象发生；3）通过稳定性同位素分析确定植物的水分来源。

1　材料与方法

1.1　样地自然环境和群落特征

西双版纳位于中国的西南部热带北缘，地理纬度北纬21°09′～22°33′、东经99°58′～101°50′。年平均降雨量约1 400 mm左右，雨季降雨占全年降雨量的80%以上。干季降雨量少，不足全年的13%，年平均气温21.4℃，相对湿度85%。干季几乎每日早晚都有浓雾出现（出现

率 > 90%)。

实验地点位于云南省西双版纳傣族自治州勐腊县勐仑镇地区的石灰山热带季节性湿润林内，林内石灰岩丛生，土壤只在岩隙之间聚集，富含腐殖质，呈暗褐色。树木生长于石缝之中，根系盘旋于岩石之上或来往于岩石之中以吸收水分和养分。此实验样地所在的热带季节性湿润林主要是多花白头树、闭花木群落，分布在海拔 500～800 m，局部沿河谷上升到 1 000 m。群落高度在 35 m 左右，乔木层可分为三个层次：上层优势种为多花白头树 (*Garuga floribunda*)、四数木 (*Tetrameles nudiflora*) 等；中层常见的有油朴 (*Celtis wightii*)、闭花木 (*Cleistanthus saichikii*)、轮叶戟 (*Lasiococca comberi* var. *pseudoverticillata*) 等；下层树种主要有清香木 (*Pistacia weinmannifolia*) 等 (王洪等，1997)。

实验选取坡脚处两个坡度不同的地点 (A、B，其中 B 点坡度较 A 点陡峭) 定期测定土壤水势、土壤体积含水量；林内选取潺槁木姜子和羽叶白头树为实验对象，定期测定土壤体积含水量的昼夜变化；收集林内的各种水分包括雨水、滴落雾水、地下水、穿透雨水、土壤水及植物木质部水分。

1.2　研究方法

1.2.1　土壤水势的测量　2006 年选取坡脚处林内树间空隙 A、B 两个地点安装土壤水势张力计 (负压计) (DLS-II，中科院北京地理与资源环境研究所)，埋设张力计陶土头之前已经将其用水浸泡 2 h，以保证其中空气全部排尽。两点皆为密闭林下，其中 A 点为向阳坡，且坡度较小，埋设陶土头深度分别为 20、40、50、60、75 cm，B 点为背阴坡，坡度较大，埋设陶土头深度分别为 10、30、50、60、80 cm (因岩石较多土层浅薄，深度依具体情况而定)。测定时在早上 8：30 注水，次日 8：30 进行读数，每月一次。测定时间为 2006 年 4 月～2007 年 5 月。

土壤水势的计算依据以下公式：

$$\Psi = -[12.6\ (h + \triangle h) - H] / 10.2 \times 10^{-3}$$

Ψ 是土壤水势 (MPa)；h 是水银柱上升高度 (cm)；$\triangle h$ 是水银槽中水银面高度变化 (cm)；H 是陶土管中间与水银槽中水银面之间的距离 (cm)，本实验中 $\triangle h$ 变化很小，取 $\triangle h = 0$。

1.2.2　土壤体积含水量的测定　选取四个地点，其中两点在 A、B 点附近，即坡脚处，TDR 波导线 (6050X1，TRASE-2100，USA) 埋设深度分别为 10、20、30、50 cm；10、30、50、65、80、75、120 cm (实验过程中 65、80、120 cm 波导线损坏)。另外两点 TDR 波导线 (20 cm) 埋在林内实验树种根系附近。潺槁木姜子处深度为 10、30、60、100 cm，羽叶白头树处为 10、25、50、70 cm。TDR 反映土壤体积含水量昼夜变化的准确程度依赖于根系与 TDR 探头的接近程度以及根系组织内水分是否在 TDR 的测量精度范围之内 (Caldwell 等，1998)。因此，在安装 TDR 探头时要非常的小心，避免伤害所测植物根系且又要保证在适当的距离之内以提高测定结果的可靠性。土壤体积含水量的测定每月一次，对潺槁木姜子与羽叶白头树处的土壤体积含水量的昼夜变化观测于 2006 年 11 月、2007 年 1 月和 3 月进行三次昼夜连续观测，每小时观测一次。

1.3　样品的采集

1.3.1　穿透雨水及雾水的采集　2005 年在石灰山热带季节性湿润林内距离地表 0.5 m 随机安置 8 个倾斜 V 型收集槽 (0.3 m×2 m)，出口处用 1.5 cm 口径容器承接，用于采集穿透雨水和林内滴落雾水的稳定性同位素分析水样。每月采集 1～3 次当日穿透雨水用于稳定性同位素分析水样，雾水的收集是在早晨 9～10 点雾最浓重 (此时视为雾水中没有同位素蒸馏富集作用发生)，每月收集一次当日雾水用于稳定性同位素分析水样。穿透雨水和雾水的收集日期是 2005 年 11 月～2007 年 2 月，其中 2006 年 4～8 月份没有收集到雾水。

1.3.2　土壤水、地下水的采集　2005 年将土壤水分提取器 (中科院北京地理与资源环境研究所生产) 的多个陶土探头分不同层次深度埋在林下土壤中 (10、20、40、60、80、100、110 cm)，定期提取土壤水样。如果较浅层的土壤含水量较低而无法将水提取出来，则用钻孔法钻取土壤代替，所取土样于低温下 (4℃左右) 带回实验室采用低温真空蒸馏法 (Stratton 等，2000；Dawson，1998) 提取土壤水。采集频度为每月一次 (2005 年 11 月～2007 年 2 月)。地下水是在沟谷内坡脚处的地下水位测井内采集，每月收集一次当日地下水样品用于稳定性同位素分析，采集日期是 (2005 年 10 月～2007 年 1 月)。

1.3.3　植物木质部水的采集　在石灰山热带季节性湿润林内选取几种常见树种潺槁木姜子、羽叶白头树、豆果榕 (*Ficus pisocarpa*)、高榕 (*Ficus altissima*)、清香木、闭花木等作为样品采集对象，用枝剪采摘实验树种的小枝样品 (3～5 个)，在保温箱低温保存 (4℃左右) 带回实验室采用低温真空蒸馏法提取木质部水分。采样时间选择在早晨 8：00～9：00 (干季为雾较浓重时)。采集时间 2006 年 10 月～2007 年 2 月。

2005 年 11 月～2007 年 2 月期间共收集穿透水样品 18 个，雾水样品 18 个，土壤水样品 38 个，木质部水样品 17 个，地下水样品 15 个，雨水样品 17 个。所有样品在冰箱内冰冻保存用于氢、氧稳定性同位素比率 δD 和 $\delta^{18}O$ 的测定。水样品的稳定性氢、氧同位素比率的测定是在中国科学院兰州分院测试中心地球化学部采用同位素质谱仪 (Finnigan MAT-252，德国) 进行。氢氧稳定性同位素比率的值是以相对于 V-SMOW (Vienna Standard Mean Ocean Water) 的千分率 (‰) 给出，分别以 δD 和

$\delta^{18}O$ 表示，精度分别为±2‰和±0.2‰。质谱分析方程表达式为：

$$\delta‰ = (R_{sample}/R_{standard} - 1) \times 1000$$

其中 R_{sample} 和 $R_{standard}$ 分别表示样品和标准物 D H 的摩尔比率。

2　结果

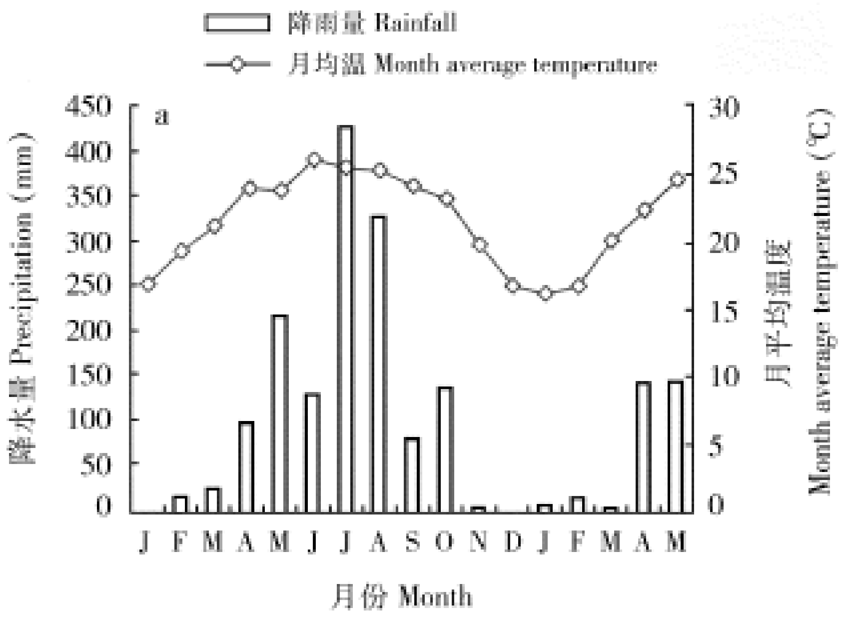
2.1　土壤水势的季节变化

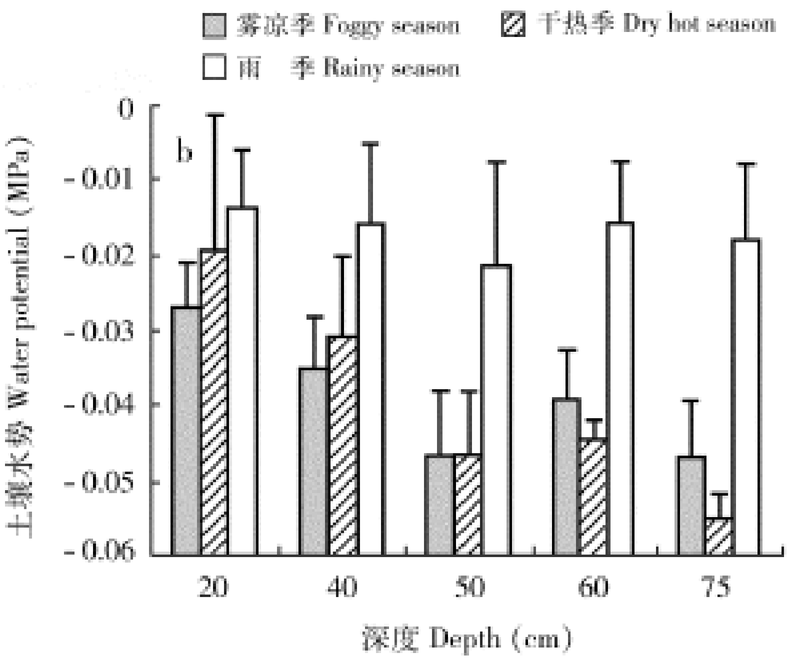
图 1 是月平均降水量与月平均温度变化以及两观测点（A、B）不同深度土壤水势季节变化，从图 1：a 中可以看出，在干热季和雾凉季（11 月～次年 4 月），降雨量少、温度高，A 点处随着深度的增加土壤水势逐渐减小，在 75 cm 深度处达到最小值 - 0.055 MPa，此时土壤水分含量状况最差；雨季时土壤水势的最低值为 - 0.022 MPa（图 1：b），土壤中水分含量高，植物生长繁茂。B 点处土壤水分状况较 A 点好一些，在干热季（2 月～4 月）土壤水势于 30 cm 深度处达到最低值 - 0.039 MPa，其它深度土壤水势的季节变化不大，雨季土壤水势最低值是 - 0.012 MPa。雨季（5 月～10 月）降雨量充足，土壤中水分含量高，各层深度土壤水势变化不大，此时由于水量充足，植物长势良好。A 点和 B 点在雨季土壤水势差别不大，但是在干季（雾凉季和干热季），A 点处土壤水分含量要比 B 点少。

2.2　土壤体积含水量昼夜变化

在林内潺槁木姜子和羽叶白头树处进行土壤体积含水量的昼夜变化观测。潺槁木姜子处各层深度分别为 10、30、60、100 cm，羽叶白头树处各层深度分别为 10、25、50、70 cm，分别观测这两种植物不同深度土壤体积含水量的昼夜变化情况。将每一种树每一深度的土壤体积含水量的白天平均值（10：00～18：00）与夜晚平均值（19：00～9：00）进行成对 t 检验，检验各层深度土壤水分含量是否有显著变化，结果表明 $P > 0.05$，即两种树木各层深度土壤水分含量在白天和黑夜没有显著变化（表 1）。

2.3　稳定性氢、氧同位素分析





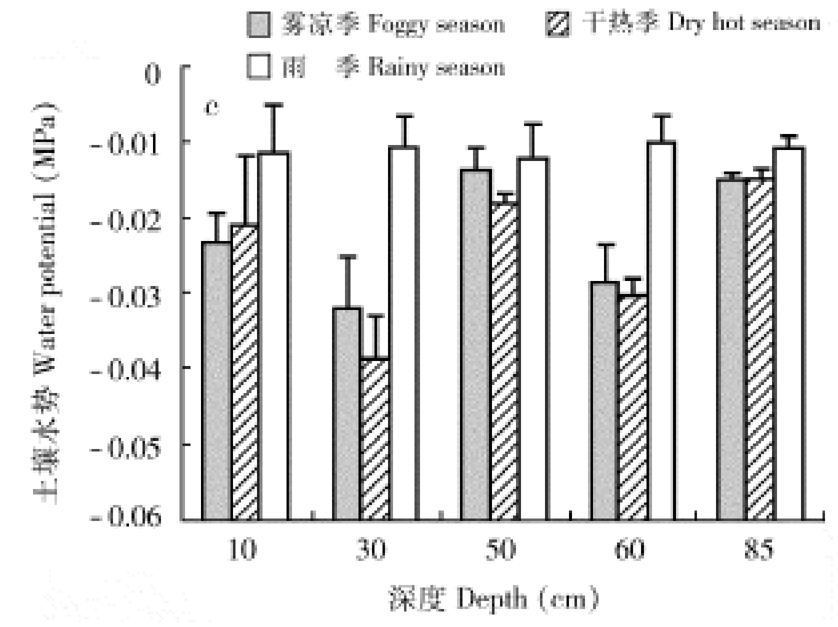


图 1　石灰山热带季节性湿润林内月降水量和月均温（a）及林内 A（b）、B（c）两点不同深度土壤水势季节变化（2006~2007）

Fig. 1　Monthly precipitation and monthly mean air temperature (a) and seasonal variation of soil water potential at different depths in site A (b) and B (c) in the limestone tropical seasonal moist rainforest (2006–2007)

表1　木姜子和白头树白天和夜间不同深度土壤体积含水量的成对 *t* 检验

Table 1　Paired samples *t*-test for diurnal and nocturnal soil volumetric water content at different depths nearby *Litsea glutinosa* and *Garuga floribunda* in the limestone tropical seasonal moist rainforest

植物 Plants	*t*	*P*	植物 Plants	*t*	*P*
潺槁木姜子			羽叶白头树		
10 cm	1.549	0.261	10 cm	2.370	0.141
30 cm	0.300	0.793	25 cm	1.300	0.323
60 cm	-0.254	0.823	50 cm	-0.043	0.970
100 cm	2.177	0.161	70 cm	0.412	0.720

注：不同深度土壤体积含水量的变化采用 SPSS 统计软件进行成对 *t* 检验，$P<0.05$ 表示差异显著，样本量为3。

Note: SPSS is used for paired samples *t*-test, $P<0.05$ means significant diferrence (n = 3).

2.3.1　**雨水的 δ^{18}O 和 δD 变化**　如图2所示，图中西双版纳地区大气水线（Local meteoric water line，LMWL）的回归方程是 δD = 7.96δ^{18}O + 8.67（R^2 = 0.97；n = 92）（刘文杰等，2006），本实验观测期间（2005年11月～2007年2月）共收集雨水样品17个，理论上收集的此地区的雨水的 δD 和 δ^{18}O 值应该在地区大气水线上，但是从图中可以看出，实验中收集的雨水样品的散点却分布在地区大气水线之下，δD 和 δ^{18}O 值明显比测得的地区大气水线上的值小。其中雨水的 δ^{18}O 值范围是 -6.1‰～1‰，δD 值的范围是 -96‰～2‰。原因可能是收集的样品较少且比较随机，不具有代表性，另外可能是收集过程中有蒸发分馏发生导致稳定性同位素值分布于地区大气水线之下。

2.3.2　**穿透雨水、滴落雾水、土壤水、地下水及植物木质部水的 δ^{18}O 和 δD 变化**　图3是雨水的 δ^{18}O 和 δD 关系散点图，以及林冠滴落雾水、土壤水、地下水、林内穿透雨水及植物木质部水分散点图。由图中可看出，穿透雨水的稳定性同位素组成明显比雨水要高，穿透雨水的 δ^{18}O 介于 -6.7‰～2.4‰之间，δD 介于 -89‰～0‰之间。雾水介于雨水与穿透水之间，其 δ^{18}O 变化为 -4.2‰～0.5‰，δD 变化为 -58‰～2.4‰。木质部水与土壤水、地下水的稳定性同位素组成接近，木质部水 δ^{18}O 范围是 -13‰～-7.3‰，δD 范围是 -108‰～-54‰，土壤水 δ^{18}O 范围是 -12.3‰～-4.0‰，δD 范围是 -105‰～-40‰，地下水 δ^{18}O 范围是 -10.1‰～-5.9‰，δD 范围是 -73‰～-50‰。从以上水源的稳定性同位素组成看出，植物主要利用地下水和土壤水，雨水、土壤水、地下水之间存在一定的关系。

3　讨论

西双版纳地区的石灰山热带季节性湿润林与其它热带雨林的生境差别相当大，石灰山热带季节性湿润林内岩石林立，土壤层浅薄，植物盘根错节生长于石缝之间，因此水分成为植物生长的

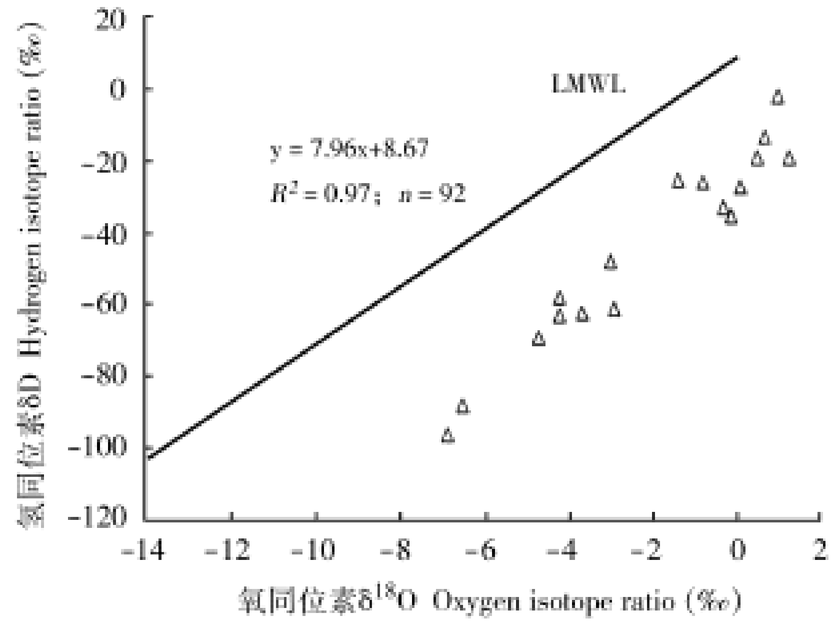


图2　石灰山热带季节性湿润林地区雨水的 δD 和 δ^{18}O 散点图（2005～2007）及地区大气水线

Fig.2　δD versus δ^{18}O relationship of rainwater samples collected at limestone tropical seasonal moist rainforest site in Xishuangbanna, SW China during 2005 and 2007, and the local meteoric water regression line (LMWL; Liu *et al*., 2006)

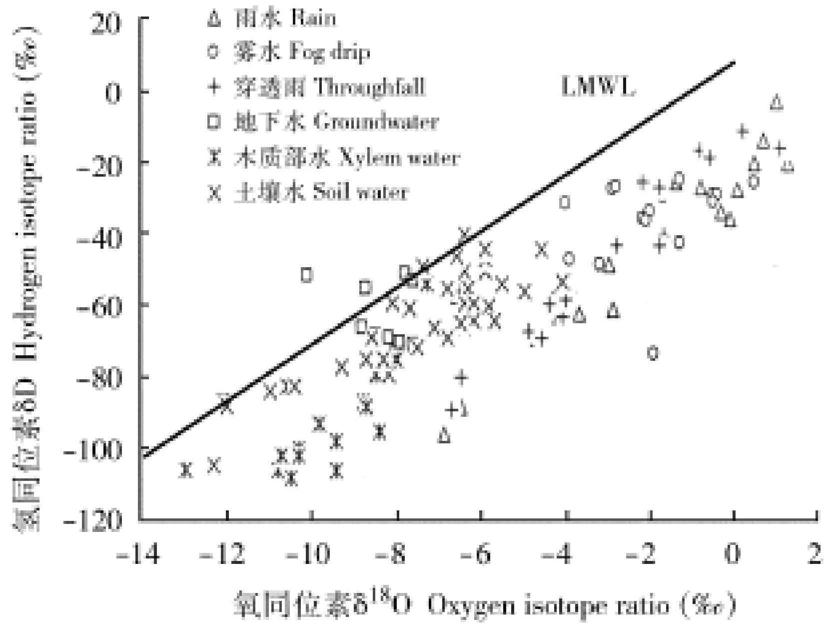


图3　石灰山热带季节性湿润林地区雨水的 δD 和 δ^{18}O 及地下水、雾水、木质部水、穿透雨和土壤水的 δD 和 δ^{18}O 关系散点图

Fig.3　Stable isotopic composition of rain, groundwater, fog drip, stem xylem water, throughfall and soil water samples collected at the limestone tropical seasonal moist rainforest site shown along with the LMWL

限制因子。由图 1：a 可以看出，在雾凉季和干热季（11 月～次年 4 月），降雨量极少，而白天温度较高，植物蒸腾作用强烈，需水量较大。图 1：b 中，A 点土壤水势在干季（干热季和雾凉季）随着深度的增加逐渐减小，于 75 cm 处达到最低值 - 0.055 MPa，说明此时此地的土壤水分含量状况已经达到最低限。由 B 点（图 1：c）土壤水势状况可以看出，在 85 cm 深度干季土壤水势为 - 0.014 MPa，比 A 点相似深度土壤水势高，这说明 B 点较深处土壤水分含量要比 A 点高，这可能与地势和环境有关，A 点较平坦，但是岩石林立，植物比较稀疏，B 点地势比较陡峭，植物生长茂密、根系发达且能够达到较深层的土壤以吸收深层土壤水，因此 B 点植物比 A 点植物更有利于缓解干旱压力。而干季 A 点表层（20 cm）土壤水势是 - 0.027 MPa，同时期 B 点土壤表层土壤水势是 - 0.039 MPa，由此可以看出，A 点表层土壤水势比 B 点高，表明 A 点表层土壤含水量要比 B 点好一些。在干季 B 点表层土壤较 A 点干燥，植物需水量更大。测定得出干季 A 点表层（15 cm）土壤体积含水量为 21.5%，而 B 点为 18.9%，显然 A 点表层土壤水分状况比 B 点要好。因为 A 点植物比较稀疏且岩石较多，雨季的降雨以及干季的滴落雾水补充表层土壤后多数由于蒸发而消耗掉，呈现较高水势；相反 B 点地势比较陡峭且植物生长茂密，因此表层土壤含水量较差，呈现较低水势，但是由于植物根系比较发达，岩石缝隙中土壤发育较良好，且岩石表面有许多小孔隙，这对于岩石上的土壤保持水分起到一定的作用，因此 B 点深层土壤含水量较好，呈现较高水势（图 1：c）。总的来说，石灰山热带季节性湿润林内干季时土壤含水量较低，根据地势和植物生境的不同，各处土壤水分状况存在差异，主要视土壤层深度和植物密度状况而定；雨季时这种差异大大减小，林内各处土壤水分含量相当，土壤水分含量较高，植物生长旺盛。本地区的石灰山热带季节性湿润林同萨瓦纳一样有干雨季之分，但是石灰山热带季节性湿润林内干季最高土壤水势 - 0.055 MPa 要比东非萨瓦纳干季最高水势 - 1.0 MPa 要高（Ludwig 等，2003），原因是石灰山热带季节性湿润林相对萨瓦纳来讲，森林覆盖度高且在干季有大雾出现，大雾弥漫笼罩林冠能够阻挡光照减少蒸腾，有利于维持植物水分，保证植物正常生长。此外，林内滴落的雾水能够提供一部分水分，因此石灰山地区的水分状况要好一些，而且石灰岩山上的植被根系一般比其它森林植被发达，植物靠这些四通八达的主根与侧根吸收土壤水分以度过艰难时期。

在干季，降雨量很少，石灰山热带季节性湿润林内非常干燥，但是这个时期植物的长势较好，除有部分植物落叶以避干旱外，植物受降雨量减少的影响较小。为此，我们推测林内植物可能有其它的适应方式来缓解这种压力。在具有干湿季交替的生境中，干季植物一般会通过水分再分配的方式使水分在时空上达到合理的分配和利用，以保证植物正常的生理活动。在石灰山热带季节性湿润林内，通过 TDR 测定潺槁木姜子和羽叶白头树不同深度根系处的土壤体积含水量的昼夜变化，以验证是否植物有水分再分配的现象发生。统计分析发现不同深度土壤体积含水量在白天和夜晚没有显著变化（表 1），说明在石灰山热带季节性湿润林内植物没有水分再分配的现象发生。那植物是怎样度过干旱炎热的干季的呢？实验用树潺槁木姜子和羽叶白头树的生长地点是地势比较陡峭的背阴山坡上，树木高大（胸径 40 cm），周围树木林立茂密，土壤层浅薄且土壤中岩石密布。干季的少量降雨很少能够停留在山坡上，一般是成径流流下，植物直接在陡峭坡度上利用少量降雨的机会是很小的，而植物通过发达的延伸到坡谷或坡脚下的树根或者是生长于岩石缝隙中的深层根吸收储存在低地势的水分，这种水分利用长期而有效，直接由深层根和浅层根提供比较持续的水分供用，从而保证植物在干旱的环境下正常生长。一般研究水分再分配是在有干季和雨季交替的生境中选取地势较平坦的地点，如 Dawson（1993）在纽约州以糖枫（*Acer saccharum*）为对象进行的实验，Kume 等（2007）在泰国北部 Kogma 进行的试验以及 Ludwig 等（2003）在东非萨瓦纳进行的实验都是在地势比较平坦土壤发育比较良好的地点进行，这些地方土壤水分的空间异质性较小，植物根系在土壤中伸展良好，可以在土壤剖面中建立很好的土壤水势梯度，充分的利用稀少的降雨量，通过水分再

分配，使水分达到合理的分配和利用。由于石灰山地势此起彼伏，山势陡峭，喀斯特地貌十分发达，而植物又生长于这些岩石之上，因此，石灰山热带季节性湿润林特殊的生境促使植物呈现独特的生长特点，如根系异常发达，且根系是向坡脚下和深层石缝中的土壤中延伸生长。在干季，温度高、降雨少，不同深度土壤层中的水分含量很低（表 2），表层有滴落雾水的补给，水分含量稍好一些（土壤体积含水量 21.3%），而在 75 cm 深度，土壤已经相当干燥，土壤体积含水量仅为 12.4%，为了减少蒸腾作用，大部分的林内植物出现比较短暂的落叶（几个月：1～2）时期。鉴于这样的生境和生长方式，在干季植物可能更依赖于这些发达的根系吸收深层石缝中的土壤水以及坡脚处土壤中的水分，以供白天强烈的蒸腾作用所需的水分，而不是通过水分再分配的方式缓解植物的水分胁迫压力。

表 2　石灰山热带季节性湿润林内不同深度土壤体积含水量的季节变化

Table 2　Seasonal variation of soil volumetric water content at deferent depths in the limestone tropical seasonal moist rainforest

深度 Depth（%）	雾凉季 Foggy season	干热季 Dry-hot season	雨季 Rainy season
10 cm	21.8±2.2	21.3±5.2	30.2±4.3
30 cm	28.6±1.5	24.7±4.4	31.1±8.5
50 cm	15.1±2.0	16.2±5.7	25.1±2.9
75 cm	14.8±2.3	12.4±0.2	19.4±8.0

注：表内数据为平均数±标准差

Note：Entries are means±standard deviation（SD）

通过稳定性同位素分析可以看出，雨水、滴落雾水、穿透雨的稳定性同位素值 δ^{18}O 和 δD 的散点分布在同一区域（图 3），且雾水的 δ^{18}O 和 δD 的值比雨水的要高，这种差异的产生与降水的水汽来源和所经历的过程有关，同时与发生凝结、出现降水的大气状况有密切联系。关于雾水的稳定性同位素值比雨水的要高的现象，已有学者进行过研究（Dawson，1998）。穿透雨水的稳定性同位素值比雨水的要高一些，这是由于降雨中雨水穿透林冠时的蒸发分馏导致穿透雨水的 δ^{18}O 和 δD 值较重。从图 3 中看出，雨水、地下水和土壤水的稳定性同位素 δ^{18}O 和 δD 有一定的关系，雨水的 δ^{18}O 范围是 -6.1‰～1‰，δD 范围是 -96‰～-2‰，地下水的 δ^{18}O 范围是 -10.1‰～-5.9‰，δD 范围是 -73‰～-50‰，土壤水 δ^{18}O 范围是 -12.3‰～-4.0‰，δD 范围是 -105‰～-40‰，可以看出雨水是地下水的补给来源，也是土壤水的补给来源，这种补给对于植物干季的水分利用有很大好处。从上面稳定性同位素组成来看，地下水的稳定性同位素组成变化波动更小一些，说明地下水的滞留时间更长，这种波动主要来自大降水过程的影响。图 4 中各水样 δD 与 δ^{18}O 的散点分别分布在雨季和干季大气水线之下，这与样品的数量和提取样品水样时产生分馏有关。由图 4：a 可以看出，地下水和土壤水的散点分布在同一区域，说明两者有相同的水分来源，雨季充沛的降雨即是地下水和土壤水的重

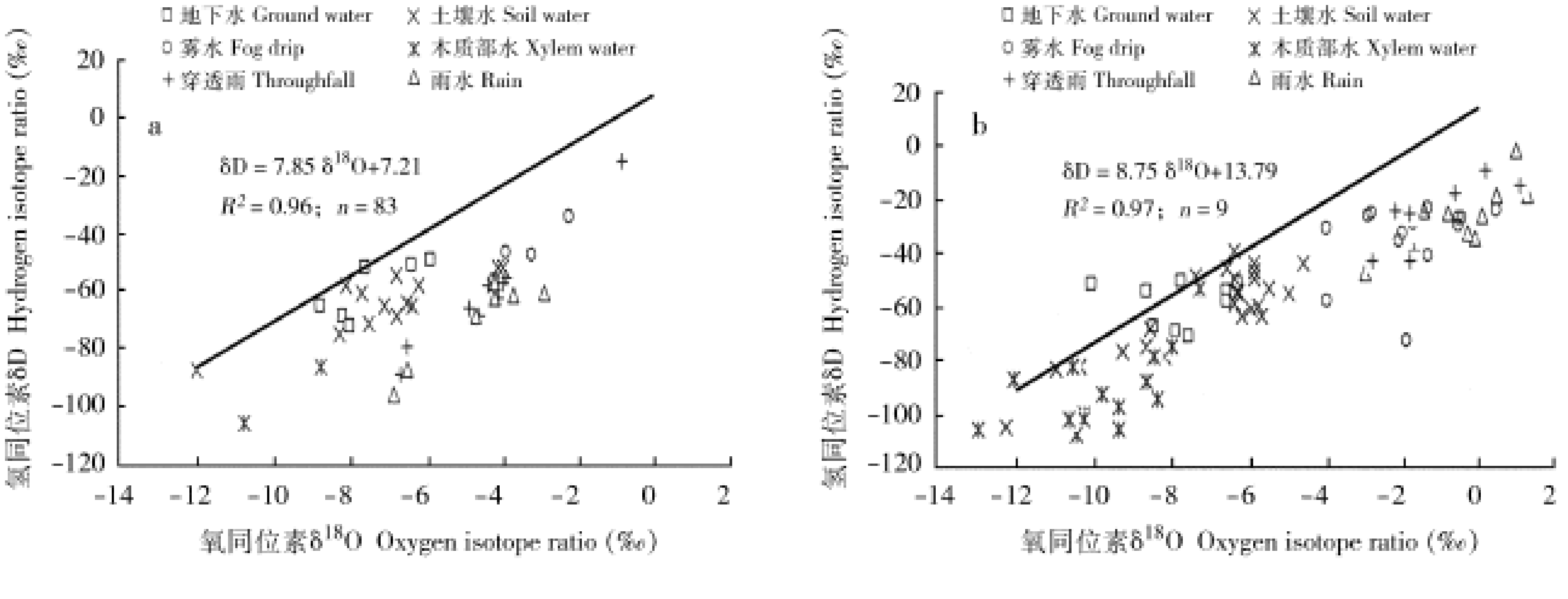


图 4　石灰山热带季节性湿润林地区雨季（a）和干季（b）雨水的 δD 和 δ^{18}O 及地下水、雾水、木质部水、穿透雨和土壤水的 δD 和 δ^{18}O 关系散点图

Fig. 4　Stable isotopic composition of rain，groundwater，fog drip，stem xylem water，throughfall and soil water samples collected in dry season（a）and rainy season（b），each shown along with the dry season and rainy season LMWL（Liu *et al.*，2006）

要水分来源。从图中看出，雾水和地下水的散点图之间没有任何关联，在雨季雾水量相对于降雨量来说非常少，根本无法补给地下水。雨季由于土壤中水分含量充足，水分已经不是植物生长的限制因子，此时石灰山热带季节性湿润林内植物利用充足的水分快速生长。从图 4：b 中看出，在干季时木质部水分、土壤水以及地下水散点分布在同一区域，说明在干季植物主要利用土壤水及地下水，而且土壤水与雾水的散点分布比较接近，表明有一部分土壤水的来源是雾水。在石灰山热带季节性湿润林内，尤其是干季时，每天从凌晨 1 点到次日 12 点期间都是大雾弥漫，林内雾水嘀嗒不断，如下小雨一般，林内地表比较湿润，因此这个时期表层土壤含有大量滴落雾水。西双版纳热带季节雨林林冠穿透雾水的研究表明，林冠全年截留雾水 89.4 mm，其中干季占 85.9% (刘文杰等，2003)，这部分水分对于降雨量相当少的干季来说，无疑能够大大缓解植物的缺水压力。虽然在干季有一部分雾水补给了土壤水，但是毕竟量还是很少，而本地区白天气温高，降雨量又十分少，蒸腾需水量相当大，要保证植物每天的蒸腾蒸发需水，单凭少量的雾水是根本不可行的，因此植物依靠发达的树根，吸收深层土壤水以及地下水以满足植物自身的需求。石灰山热带季节性湿润林内喀斯特地貌相当发达，土壤层浅薄且沿石缝分布，结构异质性较高，植物根系沿着分布不均匀的土壤蜿蜒向坡下延伸，直到到达土壤含水量较好的土壤中再深入地下以吸收深层土壤水及地下水。我们观测到有一棵树的表层根从主干处一直延伸到坡下，露于地表的根系长度约为 45～50 m，而且这种现象在林内非常普遍，到处都能看到岩石上盘根错节、交错延伸向下的树根。在这种特殊的生境下，为弥补降雨量的不足以满足植物蒸腾和蒸发需水量，植物吸收深层土壤水和地下水保证其正常生长是必须的。Liu 等 (2004) 在干季西双版纳地区的热带季节雨林内的研究表明雾水是浅层土壤水分重要来源，植物在干季更加依赖雾水，与石灰山热带季节性湿润林内干季植物主要水分来源的差异源于两者的生境不同，前者土壤层发育良好，土壤中浅层根系发达，而石灰山热带季节性湿润林内土壤层浅薄，岩石裸露 80% 以上，这可能是导致干季两地主要水分来源不同的根本原因。

4　结论

石灰山热带季节性湿润林的年降雨量极不均匀，在降雨量相当少的干季 (雾凉季和干热季)，土壤中的水分含量较低，呈现较低的土壤水势。通过测定植物土壤体积含水量的昼夜变化发现林内没有发生植物对水分的再分配现象。各种水分的稳定性同位素测定表明林内植物在干季通过自身非常发达的根系吸收深层土壤水及地下水，这能够给植物提供稳定而持久的水分供应，加之植物在炎热的干季会伴有部分落叶，这也大大缓解了植物在干季因水分亏缺而造成的蒸腾压力，使植物能够顺利度过艰难时期。此实验仅收集了一年内的样品，且采集雨水样品和采用低温真空蒸馏法提取样品中水分时可能存在同位素分馏的发生，从而导致实验结果可能欠精确。在未来的实验中应收集更多的样品，以期能够精确的分析本地区植物的生存状况，揭示石灰山热带季节性湿润林整个生态系统的水分循环及生存机理。

致谢　刘梦楠先生参加了大部分的野外观测工作。

〔参　考　文　献〕

Caldwell L MM, Dawson TE, Richards JH, 1998. Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants [J]. *Oecologia*, **113**: 151—161

Caldwell MM, Richards JH, 1989. Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by deep roots [J]. *Oecologia*, **79**: 1—5

Dawson TE, 1993. Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions [J]. *Oecologia*, **95**: 565—574

Dawson TE, 1998. Fog in the California redwood forest: ecosystem inputs and use by plants [J]. *Oecologia*, **117**: 476—485

Ewe SML, Sternberg LSL, 2002. Seasonal water-use by the invasive exotic, *Schinus terebinthifolius*, in native and disturbed communities [J]. *Oecologia*, **133**: 441—448

Espeleta JF, West JB, Donovan LA, 2004. Species-specific patterns of hydraulic lift in co-occurring adult trees and grasses in a sandhill community [J]. *Oecologia*, **138**: 341—349

Feild TS, Dawson TE, 1998. Water sources by *Didymopanax pittieri* at different life stage in a tropical cloud forest [J]. *Ecology*, **79** (4):

1448—1452

Hultine KR, Cable WL, Burgess SSO *et al.*, 2003. Hydraulic redistribution by deep roots of a Chihuahuan Desert phreatophyte [J]. *Tree Physiol*, **23**: 353—360

Hultine KR, Scott RL, Cable WL *et al.*, 2004. Hydraulic redistribution by a dominant, warm-desert phreatophyte: seasonal patterns and response to precipitation pulses [J]. *Functional Ecol*, **18**: 530—538

Jackson PC, Meinzer FC, Bustamante M *et al.*, 1999. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem [J]. *Tree Physiol*, **19**: 717—724

Kume T, Takizawa H, Yoshifuji N *et al.*, 2007. Impact of soil drought on sap flow and water status of evergreen trees in a tropical monsoon forest in northern Thailand [J]. *Forest Ecology and Management*, **238**: 221—230

Ludwig F, Dawson TE, Kroon H *et al.*, 2003. Hydraulic lift in Acacia tortilis trees on an East African savanna [J]. *Oecologia*, **134**: 293—300

Liu WJ (**刘文杰**), Li PJ (**李鹏菊**), Li HM (**李红梅**) *et al.*, 2006. Fog interception and its relation to soil water in the tropical seasonal rain forest of Xishuangbanna, Southwest China [J]. *Acta Ecol Sin* (**生态学报**), **26** (1): 9—15

Liu WJ, Meng FR, Zhang YP *et al.*, 2004. Water input from fog drip in the tropical seasonal rain forest of Xishuangbanna, South-West China [J]. *J Trop Ecol*, **20**: 517—524

Lin GH, Phillips SL, Ehleringer JR, 1996. Monsoonal precipitation responses of shrubs in a cold desert community on the Colorado Plateau [J]. *Oecologia*, **106**: 8—17

Liu WJ (**刘文杰**), Zhang YP (**张一平**), Liu YH (**刘玉洪**) *et al.*, 2003. Fog throughfall at a seasonal rain forest in Xishuangbanna, Southwest China [J]. *Acta Phytoecol Sin* (**植物生态学报**), **27** (6): 749—755

Midwood AJ, Boutton TW, Archer SR *et al.*, 1998. Water use by woody plants on contrasting soils in a savanna parkland: assessment with δD and δ^{18}O [J]. *Plant and Soil*, **205**: 13—24

Meinzer FC, Brooks JR, Bucci SJ *et al.*, 2004. Converging patterns of uptake and hydraulic redistribution of soil water in contrasting woody vegetation types [J]. *Tree Physiol*, **24**: 919—928

Martinellia LA, Victria RL, Sternberg LSL *et al.*, 1996. Using stable isotopes to determine sources of evaporated water to the atmosphere in the Amazon basin [J]. *J Hydrol*, **183**: 191—204

Oliveira RS, Bezerra L, Davidson EA *et al.*, 2005. Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of central Brazil [J]. *Functional Ecol*, **19**: 574—581

Rietti-Shati M, Yam R, Karlen W *et al.*, 2000. Stable isotope composition of tropical high-altitude fresh-waters on Mt. Kenya, Equatorial East Africa [J]. *Chem Geol*, **166**: 341—350

Scholz FG, Bucci SJ, Goldstein G *et al.*, 2002. Hydraulic redistribution of soil water by neotropical savanna trees [J]. *Tree Physiol*, **22**: 603—612

Stratton LC, Goldstein G, Meinzer FC, 2000. Temporal and spatial partitioning of water resources among eight woody species in a Hawaiian dry forest [J]. *Oecologia*, **124**: 309—317

Scholl MA, Gingerich SB, Tribble GW, 2002. The influence of microclimates and fog on stable isotope signatures used in interpretation of regional hydrology: East Maui, Hawaii [J]. *J Hydrol*, **264**: 170—184

Snyder KA, Williams DG, 2003. Defoliation alters water uptake by deep and shallow roots of *Prosopis velutina* (Velvet Mesquite) [J]. *Functional Ecol*, **17**: 363—374

Wan CG, Sosebee RE, Mcmichael BL, 1993. Does hydraulic lift exist in shallow-rooted species? A quantitative examination with a half-shrub Gutierrezia sarothrae [J]. *Plant and Soil*, **153**: 11—17

Wang H (**王洪**), Zhu H (**朱华**), Li BG (**李保贵**), 1997. Vegetation on limestone in Xishuangbanna Southwest China [J]. *Guihaia* (**广西植物**), **13** (2): 101—117

Zhu H (**朱华**), 2007. On the Classification of Forest Vegetation in Xishuangbanna, Southern Yunnan [J]. *Acta Bot Yunnan* (**云南植物研究**), **29** (4): 377—387

Zhang KY (**张克映**), 1963. An analysis on the characteristics and forming factors of climates in the south part of Yunnan [J]. *Acta Meteorol Sin* (**气象学报**), **33** (2): 210—230